AMAZONIANA XIII (3/4): 259 - 282 Kiel, Dezember 1995

Cooperação entre Instituto Max-Planck para Limnologia, Grupo de trabalho de Ecologia Tropical, Plön, Alemanha, e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus. Parte da dissertação de mestrado apresentada por M.V.B. GARCIA ao INPA/UFAM para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas - Área Entomologia.

Comportamento de nidificação de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* KOHL (Hymenoptera, Sphecidae) em uma floresta inundável de várzea na Amazônia Central

de

Marcos V.B. Garcia e Joachim Adis

M.Sc. Marcos V.B. Garcia, EMBRAPA - Centro de Pesquisa Agroflorestal da Amazônia, Caixa postal 319, 69048-660 Manaus/Am, Brasil.
Priv.-Doz. Dr. Joachim Adis, Max-Planck Institut für Limnologie, AG Tropenökologie, Postfach 165, D-24302 Plön, Alemanha.
(Aceito para publicação: Março, 1995).

Nesting behaviour of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* KOHL (Hymenoptera, Sphecidae) in a várzea inundation forest of Central Amazonia

Abstract

The nesting behaviour of *Trypoxylon rogenhoferi* was studied in a whitewater inundation forest (*várzea*) of Central Amazonia. Nests were constructed in artificial nesting sites ("trap-nests") made of wood drilled longitudinally to a depth of 80 mm with apertures of 9.5 mm and 12.7 mm diameter respectively. The nest architecture and most of the behavioral characteristics of *T. rogenhoferi* generally were similar to those observed in other species of the genus. The nests consisted of a linear sequence of prey stocks separated by mud partitions. Nesting activity was greater in the 9.5 mm diameter traps than in the 12.7 mm diameter traps. Observations of the behaviour of immature *T. rogenhoferi* provide answers to questions posed by some authors, such as the use of mud in the construction of the cocoon wall. The larvae of *T. rogenhoferi* take bits of mud from the internal wall and mix them with the silk mesh to form a girdle around the body. The mud from the girdle is subsequently spread throughout the cocoon wall. Another question relates to the function of the mud deposited by the female at the innermost cavity, the preliminary plug. It was observed that the larvae produce a fragile-walled cocoon if a source of mud is not available. The preliminary plug in a nest serves as a source of mud for the larva of the first cell. The cells were

ISSN 0065-6755/1995/259/ © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

provisioned with *Alpaida veniliae* (KEYSERLING) (Araneidae) only. Males, in contrast to females, developed in the innermost cells and were more abundant in the 9.5 mm diameter nests. The hatching rate from the cells provisioned by *T. rogenhoferi* was 41 %, mortality from unknown causes was 38 %, and mortality due to parasitoids was 21 %. The parasitoids most frequently involved in the destruction of cells were *Pleurochrysis postica, P. morosa, Neochrysis lecointei* and two unidentified species of *Caenochrysis* (Hymenoptera, Chrysididae; 60.7 %), followed by *Lepidophora* and *Anthrax* (Diptera, Bombyliidae; 23.3 %). Nesting activity was greater during the receding water phase, which coincides with the period of less precipitation. It is suggested that the seasonality of *T. rogenhoferi* is dependent on prey availability, which in turn is influenced by the flood cycle.

Keywords: **Solitary wasps, trap-nests, nest architecture, prey preferences, Chrysididae, Bombyliidae**

Resumo

Observações sobre comportamento de nidificação de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* foram feitas em uma floresta de várzea, na Amazônia Central. Ninhos foram obtidos em ninhos-armadilhas feitos de madeira, com orifícios de 9,5 e 12,7 mm de diâmetro e 80 mm de profundidade. A maioria dos aspectos comportamentais e da arquitetura do ninho de *T. rogenhoferi* pouco difere daqueles observados em outras espécies do gênero. O ninho consiste em uma seqüência linear de estoques de presas separados por paredes de barro. A freqüência de nidificação foi maior em armadilhas de 9,5 mm que em 12,7 mm. Observações do comportamento de *T. rogenhoferi*, na fase imatura, permitiram esclarecer questões propostas por alguns autores, tais como: 1) O uso de barro na construção do pupário. Observou-se que porções de barro são retiradas da parede anterior da célula e misturadas aos fios de seda, formando uma cinta ao redor da larva, que posteriomente é distribuída em todo o pupário. 2) A função do depósito de barro, que a fêmea faz, no fundo da cavidade. Na ausência de uma fonte de barro, a larva produz um pupário de paredes frágeis. O depósito de barro no fundo da cavidade serve como fonte de barro à larva da primeira célula. As células foram provisionadas somente com *Alpaida veniliae* (KEYSERLING) (Araneidae). O machos, ao contrário das fêmeas, emergiram das células mais internas e foram mais abundantes em em ninhos de menor diâmetro. Das células provisionadas por *T. rogenhoferi*, houve eclosão de adultos (41 %), mortalidade por causas desconhecidas (38 %) e por parasitóides (21 %). Dentre as células destruídas por parasitóides, *Pleurochrysis postica, P. morosa, Neochrysis lecointei* e duas espécies não identificadas de *Caenochrysis* (Hymenoptera, Chrysididae) foram os mais freqüentes (60,7 %), seguidos por *Lepidophora* e *Anthrax* (Diptera, Bombyliidae) (23,3 %). A atividade de nidificação aumentou logo no início do período de vazante do rio, o que coincide com estação menos chuvosa. Sugere-se que a sazonalidade de *T. rogenhoferi* seja dependente da disponibilidade de presas, a qual, por sua vez, é influenciada pelos ciclos de enchente.

Introdução

Embora o gênero *Trypoxylon* tenha ampla distribuição geográfica, aproximadamente a metade das espécies ocorre no hemisfério ocidental (BOHART & MENKE 1976). RICHARDS (1934) dividiu o gênero *Trypoxylon* nos subgêneros *Trypargilum* e *Trypoxylon*. O subgênero *Trypargilum* possui 96 espécies sendo que destas, 86 ocorrem na região neotropical e 64 são restritas à América do Sul (cf. BOHART & MENKE 1976; COVILLE 1982; AMARANTE 1991a). Espécies de *Trypargilum* ocorrem no hemisfério ocidental desde o sul do Canadá ao sul da Argentina, com a maior diversidade na região neotropical (COVILLE 1982).

A maioria dos estudos sobre comportamento e biologia do gênero *Trypoxylon* foi feita para espécies da América do Norte e Central. Na América do Sul, onde este gênero atinge maior diversidade (BOHART & MENKE 1976), poucas espécies foram estudadas.

Trypoxylon (*Trypargilum*) *rogenhoferi* KOHL ocorre desde o sul da Argentina ao norte do Brasil (cf. RICHARDS 1934). No trabalho de RICHARDS (op. cit.) estão os primeiros relatos sobre a biologia de *T. rogenhoferi*, onde ele descreve a morfologia do pupário e, com base em datas de coleta do material examinado, faz inferência sobre a sazonalidade. CAMILLO et al. (1994) descrevem a arquitetura do ninho, sazonalidade e parasitas desta espécie em ninhos-armadilhas. Entretanto, não existem referências sobre o comportamento de nidificação de *T. rogenhoferi*.

Neste trabalho são apresentados dados biológicos sobre *T. rogenhoferi*, obtidos em ninhos-armadilhas, em uma floresta inundável (*várzea*), no Rio Solimões, abordando os aspectos de sazonalidade, comportamento, arquitetura do ninho e parasitismo. Outro propósito deste trabalho foi estudar a atividade de nidificação deste grupo frente aos efeitos da enchente e da vazante (cf. JUNK et al. 1989).

Material e métodos

Área de estudo. A área de estudo, a Ilha de Marchantaria, também chamada Ilha dos Mouras, tem extensão aproximada de 8 km de comprimento por 4 km de largura e situa-se à 03°15'S e 59°58'W, no Rio Solimões, cerca de 15 km a sudeste de Manaus (cf. BRASIL 1972) (Figura 1). Nas partes mais elevadas, a ilha possui vegetação típica de floresta de várzea estacional (cf. PRANCE 1979). As depressões são cobertas por gramíneas durante o período da vazante, e durante a enchente, tornam-se lagos onde crescem diversas macrófitas aquáticas (cf. JUNK & HOWARD-WILLIAMS 1984). Durante o estudo em 1991, a área esteve sujeita a um período chuvoso de dezembro a maio (1473,1 mm) e outro menos chuvoso de junho a novembro (335,7 mm). Durante os meses de abril a agosto o local permaneceu totalmente inundado. O nível do rio sofreu uma oscilação de 11,99 m, com uma estação de enchente entre dezembro e julho (nível máximo = 28,06 m em 05/07/91) e de vazante entre agosto e novembro (nível mínimo = 16,07 m em 05/11/91) (Figura 2A).

A técnica de ninho-armadilha. As armadilhas foram feitas com peças de madeira (*Protium* sp., Burseraceae) de 40x40x100 mm, perfuradas no sentido longitudinal com orifícios de 4,8, 9,5 e 12,7 mm de diâmetro e com 80 mm de profundidade. Antes de serem perfuradas, as peças foram serradas no sentido longitudinal e posteriormente, unidas com fita adesiva (cf. MORATO 1993; GARCIA & ADIS 1993). As armadilhas foram reunidas em blocos contendo nove peças (três de cada diâmetro) e distribuídas em dois locais de floresta, uma na região central e outra na extremidade jusante da Ilha. Em cada um destes locais foram colocados 10 blocos, perfazendo o total de 180 peças (60 de cada diâmetro). Os blocos foram pendurados em árvores, em posição horizontal, passando o fio de arame em pregos fixados nestas (Figura 6A). No período de fevereiro de 1991 a janeiro de 1992, a intervalos de 10 a 15 dias, as armadilhas foram examinadas e as que continham ninhos foram coletadas e substituídas por outras do mesmo diâmetro.

Os ninhos usados para observações do comportamento de fêmeas, durante a fundação do ninho, foram feitos com peças de madeira (*Protium* sp.) medindo 20x40x100 mm, com cavidades de 9,5 e 12,7 mm, perfuradas a 80 mm de profundidade, tangenciando a superfície, de modo a formar um canal. Cada peça foi coberta com uma lâmina de vidro aderida com fita adesiva. Sobre esta foi colocado um pedaço de madeira de igual tamanho, a fim de evitar a entrada de luz (Figura 6C).

Com a finalidade de testar diferentes tipos de madeira foram feitas armadilhas com madeira de *Triplaris surinamensis* CHAM. (Polygonaceae) e *Macrolobium acaciifolium* BENTH. (Caesalpinaceae),

ambas as espécies comumente encontradas na floresta de várzea; e *Aldina latifolia* Spruce ex. BENTH. var. *latifolia* (Leg., Fabaceae) e *Mora paraensis* DUCKE (Leg., Caesalpinaceae), espécies típicas da floresta de igapó (cf. PRANCE 1979).

Observações da biologia e comportamento.

No período entre 10:00 e 15:00 h, foram feitas observações do comportamento de machos e fêmeas de *T. rogenhoferi* durante a nidificação, perfazendo um total de 20 horas de observação. Estes foram capturados no interior da cavidade, anestesiados com gás carbônico e posteriormente marcados no mesonoto com tinta de secagem rápida, à base de laca nitrocelulose (cf. SOUTHWOOD 1975). Observações do comportamento de adultos e da fase imatura (no interior do ninho) foram feitas em ninhos-armadilhas cobertos com placa de vidro. A atividade de nidificação de *T. rogenhoferi* foi medida com base no número de células provisionadas mensalmente.

Resultados e discussão

Comportamento de nidificação. Segundo KROMBEIN (1967), no subgênero *Trypargilum* as características comportamentais são diferentes ao nível específico. Poucos estudos foram feitos sobre o comportamento de nidificação de *Trypargilum*. Os estudos mais detalhados do comportamento foram feitos em *T. tenoctitlan* (COVILLE & COVILLE 1980); *T. politum* (BROCKMANN & GRAFEN 1989; CROSS et al. 1975); *T. monteverdeae* (BROCKMANN 1992); *T. albitarse* (AMARANTE 1991b). Neste trabalho, são descritos pela primeira vez, aspectos do comportamento de nidificação de *T. rogenhoferi*.

Comportamento do macho. Segundo ALCOCK (1975), o comportamento de guarda do ninho em Sphecidae é uma forma derivada de territorialidade, já que a cavidade do ninho, sendo uma pequena área, é mais adequada para defesa. BROCKMANN & GRAFEN (1989) sugerem que o comportamento de guarda evoluiu como uma estratégia para garantir a cópula e secundariamente adquiriu uma função defensiva. Em geral, o comportamento de guarda do ninho por *T. rogenhoferi* foi similar ao de outras espécies. Entretanto, BROCKMANN (1992) observou que o comportamento de guarda do ninho difere em alguns detalhes quando comparado entre espécies. Conforme observações de HOOK (1984) para *T. spinosum* e de BROCKMANN (1992) para *T. monteverdeae*, durante a guarda o macho se posiciona dentro da cavidade, próximo do orifício de entrada do ninho. Um aspecto do comportamento do macho de *T. rogenhoferi* que difere das demais espécies relaciona-se com a posição do macho no interior do ninho. O macho permanece, com maior freqüência, no interior do ninho e logo em frente da célula em provisionamento. Sua permanência na entrada é, em geral, de curta duração, após as visitas de inspeção à entrada do ninho, retomando dentro de pouco tempo a posição de guarda diante da célula. O diâmetro dos ninhos onde foram feitas as observações de comportamento era suficientemente grande de modo a permitir em seu interior, a presença e o movimento do macho e a fêmea ao mesmo tempo. Em cavidades de diâmetro limitado, às vezes somente poucos milímetros maior que a largura do corpo da vespa, é impossível o indivíduo fazer o retorno no interior do ninho, sendo obrigado a recuar para sair. Segundo COVILLE & COVILLE (1980), em armadilhas de 4,8 mm de diâmetro, o macho de *T. tenoctitlan* sai do ninho a fim de permitir a entrada da fêmea, entrando também em seguida. Por isto, é possível que, em ninhos

de diâmetro limitado, o macho de *T. rogenhoferi* também assuma a posição de guarda na entrada, permitindo-lhe observar a chegada da fêmea e sair do ninho momentaneamente. Em geral o macho de *T. rogenhoferi*, no interior do ninho, mantém o corpo em posição horizontal, e às vezes põe-se em posição vertical, arqueando dorsalmente o corpo e apoiando as pernas na parede. Esta postura, é assumida muito próximo da provisão ou parede em construção, e principalmente após o macho ser molestado. COVILLE (1979) observou este comportamento em ninhos de *T. orizabense* fundados em cavidades verticais e com a entrada embaixo, o que provavelmente serviria para evitar que as presas caíssem. Apesar da posição horizontal do ninho, machos de *T. rogenhoferi* também têm este comportamento. Esta faceta do comportamento, em geral assumida como reação a um intruso, é um aspecto ainda não observado no comportamento de defesa em outras espécies de *Trypargilum*. Observou-se um comportamento de agressão entre machos à entrada de um deles em um ninho já guardado por um outro. Outras vezes a agressão ocorreu durante o vôo, nas proximidades dos sítios de nidificação, no momento em que procuravam uma cavidade para entrar. Observou-se que o macho permanece por longo tempo no fundo da cavidade, até que uma fêmea selecione aquele sítio para nidificar. Indivíduos observados no interior de uma cavidade, foram vistos após um dia ainda no interior de cavidades, aguardando fêmeas.

O macho de *T. collinum* (PECKHAM & PECKHAM 1895), *T. tridentatum* (PAETZEL 1973), *T. clavatum* (RAU 1928), *T. tenoctitlan* (COVILLE & COVILLE 1980) auxilia a fêmea com a presa na entrada do ninho e *T. albitarse* (CROSS et al. 1975; BROCKMANN & GRAFEN 1989) na disposição das presas na célula. Observou-se que um macho de *T. rogenhoferi*, guardando um ninho ainda não provisionado, puxou para o fundo da cavidade uma presa colocada propositalmente na entrada. Embora este comportamento não tenha sido observado em outras ocasiões, é possivel que ele exista também em *T. rogenhoferi*.

Durante a guarda, o macho vem até a entrada e, inspecionando-a, toca com as antenas nas bordas do orifício e ali permanece por pouco tempo, provavelmente a fim de detectar, por meio de estímulos químicos, a presença de parasitóides na entrada do ninho (Figura 6D). Este comportamento, ainda não foi relatado em outras espécies de *Trypargilum*.

Da mesma forma que foi observado para outras espécies (cf. COVILLE & COVILLE 1980; CROSS et al. 1975; BROCKMANN 1992), o macho de *T. rogenhoferi* sai do ninho, somente em raras ocasiões, a fim de interagir com outros machos, para expulsar parasitóides ou para vôos curtos nas proximidades. Em muitas espécies o macho guarda o ninho até o término da sua construção, permanecendo no ninho por muitas horas. Por outro lado, KURCZEWSKI (1963) observou que ninhos de *T. texense* podem ou não ser guardados pelo macho. De acordo com BROCKMANN & GRAFEN (1989), em *T. politum*, cerca de 13 % das células são provisionadas sem a guarda do macho.

Como observado em outras espécies (cf. COVILLE & COVILLE 1980; PAETZEL 1973), macho e fêmea de *T. rogenhoferi* abandonam o ninho logo após o seu término. Entretanto, COVILLE & GRISWOLD (1984) observaram que o macho de *T. superbum* permanece guardando-o por vários dias após sua conclusão.

Acasalamento e cópula. Em várias espécies de *Trypoxylon* (*Trypargilum*), macho e fêmea se unem no momento, ou logo após, o início da construção do ninho (COVILLE 1982). Em *T. rogenhoferi*, na maioria das vezes, o acasalamento ocorreu antes do

início da construção do ninho, no momento em que a fêmea entrava em uma cavidade onde o macho já estava presente. Entretanto, observou-se uma fêmea acasalar-se somente após completar a construção de uma célula. Da mesma forma que foi observado em outras espécies de *Trypargilum*, o acasalamento em *T. rogenhoferi* ocorreu quando o macho, que se encontrava voando nas proximidades do ninho, seguiu a fêmea que entrava na cavidade após o forrageio ou quando a fêmea, durante uma visita de seleção da cavidade para nidificar. Em espécies do grupo *albitarse*, as quais constroem seu próprio ninho, o macho, a fim de acasalar-se, se estabelece no ninho recentemente iniciado enquanto a fêmea está ausente (cf. CROSS et al. 1975; BROCKMANN 1992). Em *T. rogenhoferi*, observou-se que o macho seleciona uma cavidade e ali permanece aguardando que uma fêmea inicie o ninho e, na maioria dos casos, o acasalamento ocorreu nesta ocasião. Esta estratégia de acasalamento ainda não havia sido observada em espécies que nidificam em cavidades pré-existentes.

Segundo BROCKMANN & GRAFEN (1989), no momento em que a fêmea de *T. politum* comprime as presas no fundo da célula, o macho segura-a com as mandíbulas na região do pecíolo, acompanhando-a em todos os seus movimentos ou às vezes parecendo puxá-la para fora, sendo que em 15 casos este comportamento foi registrado durante as observações de cópula. BROCKMANN (1992) também observou este comportamento em *T. monteverdeae* e relatou que em um caso houve cópula quando a fêmea, por um momento, retirou-se do ninho. Em *T. rogenhoferi*, observou-se que este comportamento ocorreu no momento em que a fêmea, por descontínuas vibrações do corpo, distribuía o barro para construção da parede da célula; mas não foi observado, se este comportamento foi subseguido de cópula. Mais observações nesta e em outras espécies serão necessárias para confirmar se esta faceta do comportamento é sempre precedente à cópula.

Os indivíduos de um casal de *T. rogenhoferi* são capazes reconhecer-se. O macho, durante a guarda do ninho, repeliu outras fêmeas que tentavam entrar. Ao retornar, a fêmea antes de entrar no ninho pousou e tocou as antenas na borda da entrada de ninhos vizinhos, mas afastou-se imediatamente, e repetiu este comportamento até encontrar seu ninho. O reconhecimento entre macho e fêmea parece estar associado aos estímulos químicos percebidos pelo toque mútuo das antenas (AMARANTE 1991b; COVILLE & COVILLE 1980).

Depois do ataque a um intruso, em alguns casos o macho não retornou ao ninho e a fêmea, percebendo que o ninho estava desguarnecido, acasalou-se com um outro macho que se tornou o novo guarda. O macho recrutado havia sido visto no dia anterior guardando um ninho em construção por outra fêmea.

A cópula ocorreu em diferentes situações: no interior do ninho após a fêmea voltar do forrageamento; no interior do ninho após o macho e a fêmea entrarem juntos, em ninho ainda não iniciado; após a fêmea, ainda segurando a presa ou barro, pousar na entrada do ninho. Foram vistas fêmeas em cópula, na entrada do ninho, com machos que aguardavam pousados sobre as armadilhas e, por uma vez, observou-se que após a fêmea ter copulado com um destes machos, novamente copulou no interior do ninho com o macho que o guardava.

Construção do ninho. Fêmeas de *T. rogenhoferi* fazem visitas de inspeção em várias cavidades antes de eleger uma como local de nidificação. Fêmeas observadas no interior de cavidades e, em seguida, marcadas, foram vistas um dia depois, ainda em

fase de seleção de sítios. Em momentos de intensa atividade foram observadas até cinco fêmeas examinando cavidades em um local com 15 sítios disponíveis.

Normalmente a fêmea de *T. rogenhoferi* inicia o provisionamento após o acasalamento e a permanência do macho no ninho. Entretando, observou-se uma fêmea, ainda não acasalada, provisionando a primeira célula de um ninho e, vindo a acasalar-se somente durante o provisionamento da segunda célula. A fêmea permaneceu fora do ninho, para o forrageamento, coletando presa ou barro durante 1 a 45 minutos ($\bar{x}$ = 6 min; n = 33). Durante o provisionamento, a fêmea deixou a presa no ninho e em geral saiu rapidamente à caça de outra, permanecendo no ninho por menos que dez segundos (n = 6) ou até seis minutos (n = 1). Uma célula contendo oito presas foi provisionada em 37 minutos. De acordo com COVILLE & COVILLE (1980), em *T. tenoctitlan*, na ausência do macho, a fêmea interrompe o forrageio e permanece no ninho assumindo a função de guarda, retomando sua atividade assim que o macho retorna. Por outro lado, observou-se em um ninho, a fêmea de *T. rogenhoferi* iniciar o provisionamento mesmo na ausência do macho, vindo a acasalar-se somente após completar a construção de uma célula.

O provisionamento de uma célula é finalizado com a postura de um ovo sobre o abdômen de uma das presas (Figura 6E). O comportamento de postura durou cerca de um minuto. O ovo é colocado na região dorsal anterior do abdômen da presa.

Em algumas ocasiões as células vazias serviram como sítio de nidificação de *Hypoclynea* sp. (Hymenoptera, Formicidae). Foi observado que as armadilhas expostas no campo serviram como regúgio para outros animais. Embora não tenham sua freqüência registrada, foram encontrados Hymenoptera (Formicidae, gêneros *Platythyrea, Hypoclynea* e *Pseudomyrmex*), Dermaptera (Forficulidae), Collembola (Entomobryidae, gênero *Cyphoderus* s.l.), Coleoptera (Scarabaeidae), Orthoptera (Tettigoniidae), Diplopoda, Chilopoda, Gastropoda e Anura. Segundo DANKS (1970), a existência de locais adequados para nidificação é um fator limitante para espécies de vespas que nidificam em cavidades pré-existentes. Em regiões neotropicais as formigas competem intensamente por cavidades disponíveis para nidificação (MATTHEWS 1983). Ninhos-armadilhas usados em vários locais da Costa Rica (MATTHEWS 1983) e da Amazônia Central (observação pessoal) são rapidamente ocupados por formigas. Em algumas espécies de *T.* (*Trypargilum*) a fêmea constrói o ninho mesmo em cavidades onde habitam pequenos Scarabaeidae (Coleoptera) e Forficulidae (Dermaptera), deixando-os isolados no fundo por uma parede de barro (observação pessoal). Portanto, devido à grande competição, espécies de *Trypoxylon* têm sido observadas nidificando nos mais diversos tipos de cavidades e mesmo em ninhos abandonados de outras espécies.

Aparentemente, no local de estudo há grande escassez de sítios de nidificação para *T. rogenhoferi*, pois fêmeas desta espécie nidificam em diversas situações, tais como ninhos abandonados de *Sceliphron asiaticum* (Sphecidae), em sobreposição com ninho de *Centris* sp. (Anthophoridae) em ninho-armadilha e entre os folíolos secos de palmeiras e mesmo em ninhos-armadilhas dispostos verticalmente, com a entrada para cima.

Não existem relatos sobre a influência dos fatores climáticos na atividade de nidificação em espécies de *Trypargilum*. Em *T. rogenhoferi* observou-se que o aumento repentino do número de machos e fêmeas voando próximo às cavidades foi coincidente com o aumento da insolação e temperatura (n = 3). Em um dia nublado, com temperatura de 28 °C às 10:30 h, havia somente um macho no interior de uma armadilha e nenhum movimento externo. Neste mesmo dia, cerca de uma hora após, com temperatu-

ra de 32 °C e com insolação direta, observou-se cinco fêmeas voando diante das armadilhas.

Arquitetura do ninho. A arquitetura do ninho de *T. rogenhoferi*, pouco difere das espécies afins pertencentes ao grupo *nitidum*. Segundo COVILLE (1982), entre as espécies de *T.* (*Trypargilum*) do grupo *nitidum* existe pouca variação na arquitetura do ninho. As fêmeas coletam barro em solo úmido próximo à linha da água na margem do rio e de lagos. O ninho foi feito em uma seqüência linear de estoques de presas separados por paredes de barro. Estas paredes são de forma levemente convexa, sendo que o lado interno é convexo e rugoso e o lado externo é côncavo e polido (Figura 5F). Cada carregamento de barro foi distribuído na parede mediante descontínuas vibrações do corpo da fêmea (cf. SPANGLER 1973), produzindo ao mesmo tempo um zumbido característico. A distribuição da carga de barro em uma parede foi feita em 1 a 8,5 minutos ($\bar{x}$ = 2 min; n = 12), sendo observado que oito e nove cargas foram necessárias na construção de duas paredes e em 55 minutos uma delas foi concluída. A construção do ninho começou com a deposição de uma pequena porção de barro no fundo da cavidade (Figura 5A). Foi observado que a construção deste "depósito inicial de barro" resultou de dois carregamentos de barro aderidos à parede do fundo da cavidade (n = 1). O hábito de depositar uma porção de barro no fundo da cavidade ao iniciar a construção do ninho foi observado em todas as espécies de *T.* (*Trypargilum*) e em algumas de *T.* (*Trypoxylon*), até hoje estudadas. KROMBEIN (1967) supôs que este hábito estaria ligado à conformação do fundo das cavidades tal como sua rugosidade ou presença de fibras, e que, por isto, a fêmea deposita uma porção de barro ou constrói uma parede afastada do fundo deixando um espaço vazio. Observações em ninhos de *T. rogenhoferi* sugerem que este compartamento está ligado e se restringe às espécies cujas larvas utilizam barro para confecção do pupário.

Houve maior freqüência de fundação de ninhos em armadilhas de 9,5 mm (n = 180) que em 12,7 mm (n = 94). A preferência por nidificação em cavidades de determinado diâmetro é função do tamanho do corpo da vespa (KROMBEIN 1967; FRICKE 1991). Em *Trypoxylon* a seleção do diâmetro para nidificação pode ser influenciada pela competição entre espécies por sítios de nidificação (KROMBEIN 1967) e pelo número de sítios disponíveis para nidificação (COVILLE 1982). O tamanho das presas utilizadas por *Passaloecus* spp. (Sphecidae) pode ser outro fator a influenciar na seleção do diâmetro da cavidade (FRICKE 1991). Cada espécie tem um limite mínimo de diâmetro da cavidade aceitável para nidificação imposto pelo tamanho do corpo, de outro lado terão também um limite máximo, já que em diâmetros maiores, o ninho tendo paredes mais finas (cf. COVILLE & COVILLE 1980) será mais facilmente atacado por parasitóides e predadores.

Em concordância com as observações feitas em outras espécies (cf. KROMBEIN 1967; COVILLE & COVILLE 1980; COVILLE 1979; COVILLE & GRISWOLD 1983), em ninhos de *T. rogenhoferi* há relação inversa entre o comprimento da célula e o diâmetro da cavidade. O comprimento das células construídas em armadilhas de 12,7 mm (n = 56) de diâmetro foi menor que em 9,5 mm (n = 106) (P < 0,001, teste t). Apesar disto, o volume médio das células foi maior nos ninhos de 12,7 mm (n = 64) que de 9,5 mm (n = 36) de diâmetro (P < 0,001, teste de MANN-WHITNEY). Em ninhos de algumas espécies (cf. KROMBEIN 1967; CROSS et al. 1975; COVILLE 1981; COVILLE & GRISWOLD 1983, 1984) as células, onde as fêmeas se desenvolvem, têm maior comprimento que aquelas onde se desenvolvem machos. Por outro lado,

situação inversa tem sido observada em outras espécies (cf. KROMBEIN 1967; COVILLE & COVILLE 1980). Em *T. rogenhoferi*, não se observou diferença significante no comprimento (e conseqüentemente no volume) das células quanto ao sexo do indivíduo emergente, em 12,7 mm (P = 0,83, teste t) e em 9,5 mm (P = 0,31, teste de MANN-WHITNEY). Segundo MATTHEWS & MATTHEWS (1968), a variação do comprimento das células é, pelo menos em parte, devido às diferenças do tamanho e acondicionamento das presas. As mensurações das células e paredes são apresentadas na Tabela 1.

Em cada ninho foram construídas e provisionadas uma (n = 22), duas (n = 69), três (n = 150), quatro (n = 31) ou cinco (n = 1) células ($\bar{x}$ = 2,7 ± 0,8; n = 273). Além das células provisionadas, em alguns ninhos havia uma célula vestibular (n = 53; 19 %) (Figura 5D), ou uma intercalar (n = 3; 1 %). Em 11 ninhos havia somente uma célula provisionada e seguida de três células vazias. Não houve diferença entre o número médio de células construídas em ninhos de 9,5 e 12,7 mm (P = 0,91, teste de MANN-WHITNEY). O ninho de muitas espécies é fechado com uma tampa de barro, em geral mais espessa que as paredes internas e construída rente à entrada (cf. KROMBEIN 1967; MATTHEWS & MATTHEWS 1968; COVILLE 1979, 1981). Ninhos de *T. rogenhoferi* são fechados com uma tampa de barro de parede espessa (n = 40) (Figura 5E) ou uma série de duas (n = 19) ou três (n = 2) paredes justapostas. A tampa foi construída frente à borda do orifício (n = 19), ou afastada de 5 a 10 mm para o interior (n = 35). Em ninhos de *T. xanthandrum* (COVILLE & GRISWOLD 1983) e de *T. superbum* (COVILLE & GRISWOLD 1984), a tampa é sempre construída no interior da cavidade, e mais que 10 mm afastada do orifício de entrada. A posição mais interna da tampa pode ter a desvantagem de permitir que uma outra espécie nidifique no espaço disponível e comprometa a emersão dos adultos, mas, por outro lado, não recebe a ação direta da chuva (COVILLE & GRISWOLD 1983). Em ninhos de *T. superbum*, o espaço disponível na entrada permite que o macho permaneça alí guardando o ninho após o término da sua construção (COVILLE & GRISWOLD 1984).

Preferência por presas. CAMILLO et al. (1994) observaram que dentre as presas coletadas por *T. rogenhoferi* 99,4 % eram da família Araneidae e destas 97,8 % eram cinco espécies do gênero *Alpaida*. Neste trabalho observou-se que somente *Alpaida veniliae* (KEYSERLING) foi provisionada por *T. rogenhoferi* em oitenta ninhos fundados durante todo o ano. Embora possa ser uma particularidade da população de *T. rogenhoferi* existente na Ilha de Marchantaria, pode-se considerar um caso extremo de especialista.

O principal fator que influencia a preferência por presas é a abundância relativa de diferentes espécies de aranhas, que é sazonal e pode variar de uma região para outra (COVILLE 1986). REHNBERG (1987) observou que a proporção de cada espécie de presa coletada por *T. politum* muda ao longo das estações do ano. Indivíduos de uma mesma espécie de vespa podem exibir diferentes preferências por presas se estes caçam em locais distintos ou se têm comportamentors de caça diferentes (COVILLE 1986). Como exemplo, duas fêmeas de *T. tenoctitlan* nidificando em cavidades próximas, uma coletou aranhas da família Araneidae e a outra coletou principalmente Salticidae (cf. COVILLE & COVILLE 1980).

A preferência por determinadas famílias ou espécies de aranhas e os ocasionais desvios deste hábito estão relacionados com os locais onde as vespas caçam (RAU 1935). Segundo COVILLE & GRISWOLD (1983), a exclusividade de *T. xanthandrum*

por aranhas do gênero *Senoculus* deve-se ao hábito da fêmea procurar presas somente na superfície dos troncos e galhos de árvores, local onde estas aranhas normalmente se escondem. A preferência de *T. rogenhoferi* por aranhas do gênero *Alpaida* deve-se, provavelmente, à existência de um comportamento de caça próprio desta espécie. A grande variação do número presas provisionado por célula foi relatada para outras espécies de *Trypargilum* (cf. KROMBEIN 1967; CROSS et al. 1975; COVILLE & COVILLE 1980; COVILLE 1981; CAMILLO et al. 1993) foi também observada para *T. rogenhoferi*, neste estudo e por CAMILLO et al. (1994). Em cada célula foram estocadas de 3 a 17 presas ($\bar{x}$ = 8,1 ± 2,7; n = 127), não havendo diferença estatisticamente significante entre o número médio de presas por célula em ninhos de 9,5 e 12,7 mm de diâmetro, desconsiderando o sexo do indivíduo emergente (P = 0,52, teste de MANN-WHITNEY).

O peso-úmido total de presas por célula foi diretamente relacionado com o tamanho dos machos e fêmeas emergentes (rs = +0,80; P < 0,01 e rs = +0,79; P < 0,01 respectivamente) e com o volume da célula em ninhos de 9,5 e 12,7 mm de diâmetro (rs = +0,17; P < 0,01 e rs = +0,48; P < 0,01, respectivamente).

Assim como foi observado em *T. politum* (cf. BROCKMANN & GRAFEN 1989, 1992), em *T. rogenhoferi* as fêmeas desenvolveram-se em células que receberam maior quantidade de presas (em número, P < 0,05 e peso P < 0,001; teste de MANN-WHITNEY) em relação àquelas onde emergiram machos. Foram estocadas 3 a 13 presas ($\bar{x}$ = 7,3 ± 2,2 e peso total médio = 304,3 ± 55,1 mg; n = 22) nas células onde emergiram machos, e 5 a 17 presas ($\bar{x}$ = 9,5 ± 3,4 e peso total médio = 375,4 ± 88,1 mg; n = 21) onde emergiram fêmeas. Mensurações da largura da cabeça (LC) e do comprimento da asa anterior (CAA), em 50 exemplares de cada sexo, mostraram que, em *T. rogenhoferi*, os machos são menores que as fêmeas, embora haja sobreposição de tamanhos (Figura 3). Nos machos, LC variou de 3,3 a 4,1 mm ($\bar{x}$ = 3,8 ± 0,15) e CAA variou de 8,8 a 11,3 mm ($\bar{x}$ = 10,3 ± 0,47), e nas fêmeas, LC variou de 3,6 a 4,2 mm ($\bar{x}$ = 3,9 ± 0,15) e CAA variou de 9,4 a 11,7 ($\bar{x}$ = 10,6 ± 0,54). Houve diferença estatisticamente significante entre machos e fêmeas para os valores de LC e de CAA (P < 0,01 e P < 0,01; teste de MANN-WHITNEY, respectivamente). Como em *T. rogenhoferi* o tamanho do adulto é função da biomassa de presas consumida, a grande variação de tamanho entre os indivíduos pode ser devida às diferenças no sucesso de provisionamento (e.g. maior ou menor disponibilidade de presas).

Como observado por CAMILLO et al. (1994) para *T. rogenhoferi*, verificou-se também, correlação significativa entre o peso úmido total e número de presas por célula (rs = 0,40, P < 0,001; n = 127). REHNBERG (1987), observou uma fraca correlação entre estas variáveis em ninhos para *T. politum*. Tal correlação é inexistente em ninhos de *T. lactitarse* (CAMILLO et al. 1993) e de *T. politum* (CROSS et al. 1975).

MEDLER (1967) observou que em *T. lactitarse* existe considerável variação no número de presas nas células, mas grande uniformidade no seu peso total. Este autor (op. cit.) sugeriu que a fêmea tem uma habilidade muito desenvolvida em discriminar a quantidade de alimento com base no peso e, então, estocar um número de presas necessário para fornecer-lo.

Provavelmente, em muitas espécies de *Trypoxylon* a correlação entre o número de presas e sua respectiva biomassa em uma célula será inexistente ou muito baixa.

O peso individual médio das presas variou de 7,5 a 150,8 mg ($\bar{x}$ = 40,5 ± 23,4; n = 444), e foi menor para ninhos de 9,5 mm ($\bar{x}$ = 37,8 mg; n = 121) que para 12,7 mm

($\bar{x}$ = 41,5 mg; n = 323) (P < 0,001, teste de MANN-WHITNEY). O peso individual médio não diferiu entre células onde emergiram machos ($\bar{x}$ = 40,7 mg; n = 70) ou fêmeas ($\bar{x}$ = 42,3 mg; n = 48) (P = 0,65, teste de MANN-WHITNEY). A distribuição das presas em classes de tamanho (função do peso) mostrou que 87,6 % das presas pesaram até 65 mg (Figura 4). A maioria dos indivíduos de *A. veniliae*, provisionados nos ninhos de *T. rogenhoferi*, eram imaturos. Em provisões examinadas em 21 células haviam 120 fêmeas (94 imaturos e 26 adultos) e 51 machos (imaturos). Em ninhos de *Sceliphron asiaticum* (Sphecidae) foram encontrados adultos de *A. veniliae*, pesando de 137,3 a 217,7 mg ($\bar{x}$ = 174,4 ± 32,8 mg; n = 6). REHNBERG (1987) observou que na provisão de *T. politum* houve mais fêmeas que machos e que os machos adultos eram raros. Ele sugeriu que, devido aos padrões comportamentais de Araneidae, as fêmeas são mais sujeitas à predação.

Ciclo desenvolvimento e parasitismo. O período de ovo a adulto variou de 41 a 46 dias ($\bar{x}$ = 44,1 ± 1,5; n = 13). O estágio de ovo durou cerca de dois dias. O estágio larval durou de quatro a cinco dias. O estádio de pupa (incluindo a fase de pré-pupa) a adulto foi de 32 a 42 dias ($\bar{x}$ = 38,3 ± 3,0; n = 27). A larva, após sua eclosão, permaneceu sobre o abdômen da presa, onde começou a alimentar-se. A larva, no último dia do período de alimentação atingiu cerca de 15 mm de comprimento. Nesta fase, a larva consumiu os restos das presas reunidos em massa escura e úmida na parte ventral de seu corpo. Durante as 24 horas seguintes ao consumo das presas, ocorreu a empupação, que se iniciou com a produção de fios de seda, sendo fixados às paredes do orifício e envolvendo o corpo, mantendo-o suspenso. Em seguida, a larva virou-se em direção ao fundo da célula e começou a retirar, com as mandíbulas, pequenas porções de barro da parede anterior (Figuras 6H e I). Estas porções de barro foram depositadas na parte mediana do pupário, formando uma cinta ao redor do corpo da larva (Figura 6F). Somente por uma vez, foi observada a larva retirando barro na parede dianteira. Neste caso, a célula tinha duas vezes o tamanho normal e a larva se encontrava mais próxima desta parede. Com a retirada do barro, a região central da parede tornou-se muito fina ou às vezes perfurada. Na primeira célula a larva utilizou, para a construção da cinta, a porção de barro previamente depositada pela fêmea no fundo da cavidade. Observou-se que, em uma célula, onde esta porção de barro foi experimentalmente retirada, a larva não utilizou o barro da parede dianteira, não construiu a cinta, mas assim mesmo conluiu a empupação e emergiu adulto. Entretanto, este pupário era no início transparente e depois se tornou de coloração âmbar, com parede tênue, de consistência semelhante àqueles feitos pelos Sphecinae. Finalizada a construção da cinta, a larva prosseguiu tecendo o pupário, adicionando-lhe mais seda, momento em que o barro usado na cinta foi misturado à sua parede. Os pupários eram de coloração marrom-clara, logo que construídos, e mais tarde se tornaram marrom-escuros, com a extremidade anterior acinzentada.

Observações em algumas espécies de *T.* (*Trypargilum*) permitiram os autores suspeitar que o barro era usado na confecção do pupário (cf. CROSS et al. (1975), COVILLE & GRISWOLD (1984)).

Observações feitas durante a empupação de *T. rogenhoferi* confirmam o uso de barro na construção do pupário. A deposição de barro na parede do pupário confere-lhe maior resistência, visto que, na sua falta, a larva tece-o com parede fina e flexível, semelhante ao dos Sphecinae (e.g. *Sceliphron* e *Podium*).

Em várias espécies de *T.* (*Trypargilum*), no início da construção do ninho, a fêmea deposita barro no fundo da cavidade. Larvas de *T.* (*Trypoxylon*) *johnsoni* utilizam barro na confecção do pupário e em seu ninho há o depósito inicial de barro (cf. KROMBEIN 1967), mas a maioria das espécies do subgênero *Trypoxylon* tem pupários de paredes frágeis, sem adição de barro, e geralmente em seus ninhos não há o depósito inicial de barro. Por outro lado, as espécies do subgênero *Trypargilum* têm pupários de paredes mais resistentes, com adição de barro e em seus ninhos sempre há o depósito inicial de barro na cavidade.

Normalmente a larva coleta o barro somente da parede anterior e, por isso, em espécies cujas larvas usam barro no pupário o depósito inicial de barro no fundo da cavidade é destinado à larva da primeira célula.

As mensurações do pupário são apresentadas na Tabela 2. Em geral de formato cilíndrico (Figura 5C) ou com a extremidade anterior alargada medindo de 8 a 9 mm ($\bar{x}$ = 8,5 ± 0,3; n = 15) dando-lhe a forma de um sino (Figura 5B). Entre os dois formatos de pupário não houve diferença estatisticamente significante na largura (P = 0,93, teste de MANN-WHITNEY) e no comprimento (P = 0,67, teste t). Em pupários tipo "sino" emergiram mais fêmeas que machos sendo que este tipo de pupário foi mais freqüente nos ninhos de 9,5 mm de diâmetro (Tabela 2).

Em espécies de *T.* (*Trypargilum*) o pupário normalmente tem formato cilíndrico com extremidades arredondadas, mas alguns têm a extremidade anterior alargada, dando-lhes a forma de um sino. Pupários com formato de sino são comuns nas espécies do complexo *punctulatum* (COVILLE 1982), tais como em *T. lactitarse* (KROMBEIN 1967; MEDLER 1967; COVILLE 1981 e observação pessoal), em *T. evansi* (COVILLE 1982) e em *T. rogenhoferi* (RICHARDS 1934 e este trabalho).

COVILLE & GRISWOLD (1984) observaram que a larva de *T. superbum* utiliza praticamente todo o barro da parede na confecção do pupário, deixando o ninho sem a única barreira que impede o acesso de parasitóides de uma célula para outra. Em *T. rogenhoferi*, após as larvas empuparem, paredes tornam-se muito finas ou, às vezes, perfuradas. COVILLE & GRISWOLD (1984) sugerem que os pupários de *T. superbum*, com extremidade alargada, mais freqüentes nas fêmeas, funcionam como fortes barreiras prevenindo que parasitóides penetrem ainda mais para o interior do ninho, já que as fêmeas estão usualmente nas células mais próximas da entrada. Em *T. rogenhoferi* os pupários com formato de sino foram mais freqüentes nas fêmeas que nos machos e, provavelmente devido à largura da cavidade, a larva não consegue fixar os fios de seda na parede, sendo por isso raros em ninhos de 12,7 mm de diâmetro.

O número de machos e fêmeas emergidos em cada ninho variou conforme o diâmetro da cavidade, sendo a proporção de machos maior em ninhos de diâmetro menor. Em ninhos de 9,5 mm emergiram 100 ♂ e 96 ♀ (razão sexual = 0,49; n = 109) e em ninhos de 12,7 mm emergiram 27 ♂ e 72 ♀ (razão sexual = 0,73; n = 50). Houve diferença estatisticamente significante na distribuição do sexo entre as primeiras (mais internas) e as últimas células (mais externas) provisionadas, sendo os machos mais freqüentes na primeira célula e as fêmeas na segunda e terceira célula (χ^2 = 120,9; gl = 3 P < 0,05) (Tabela 3). Em alguns ninhos houve eclosão somente de um dos sexos, sendo observadas seqüências de três (n = 8) ou quatro (n = 1) células contendo fêmeas e de três células (n = 2) contendo machos.

Em ninhos de algumas espécies de *T.* (*Trypargilum*) os machos são produzidos nas células mais internas e as fêmeas nas células mais próximas da entrada; dos ninhos de

menor diâmetro emergem mais machos e dos ninhos de maior diâmetro emergem mais fêmeas (cf. KROMBEIN 1967; COVILLE & COVILLE 1980; COVILLE & GRISWOLD 1983, 1984).

Da mesma forma, em *T. rogenhoferi* a proporção de machos e fêmeas foi dependente do diâmetro do ninho e a maioria dos machos emergiu da primeira e segunda células mais internas.

Segundo BROCKMANN & GRAFEN (1992), quando a fêmea de *T. politum* atinge um limite mínimo de provisão, ela deixa um ovo fertilizado (do qual origina uma fêmea) e, se este limiar não for atingido, ela deixa um ovo não fertilizado (do qual origina um macho). Este limite poderá variar conforme o sucesso do provisionamento (cf. BROCKMANN & GRAFEN 1989). Como em *T. rogenhoferi* o tamanho do adulto é função da biomassa de presas consumida, as diferenças no sucesso de provisionamento (e.g. maior ou menor disponibilidade de presas) pode explicar a grande variação de tamanho entre os indivíduos.

A presença do macho de *T. politum* na guarda do ninho reduz o tempo que a fêmea permaneceria guardando o ninho, aumenta-lhe o tempo disponível para caçar, permite-lhe estocar a provisão necessária com maior rapidez e, desse modo influencia a fêmea na destinação do sexo da prole em cada célula, pelo seu efeito na eficiência de provisionamento (BROCKMANN & GRAFEN 1989).

Considerando o efeito da presença do macho na destinação do sexo da prole no ninho, provavelmente em *T. rogenhoferi* em muitos casos o macho esteve ausente durante o provisionamento das primeiras células, ou o acasalamento ocorreu após a fêmea ter concluído a construção da primeira célula.

Durante o provisionamento em cavidades muito estreitas, o macho é obrigado a sair para dar passagem à fêmea e, em geral, retorna logo ao ninho. Cada vez que o macho sai, está sujeito a não retornar devido ao ataque de outros machos ou ao acasalamento com fêmeas em cavidades vizinhas. Desse modo, a fêmea permanece guardando o ninho, o que reflete em menor eficiência de provisionamento e, em conseqüência, destina um ovo não fertilizado àquela célula. É provável que os ninhos de maior diâmetro raramente são abandonados pelo macho durante o provisionamento e, por isso, nestes são produzidos mais fêmeas.

Mortalidade e inimigos naturais. O desenvolvimento até o estágio adulto ocorreu em 41 % das células. O insucesso no desenvolvimento foi devido à mortalidade na fase imatura (38 %), e por parasitóides (21 %). Não houve diferença significativa na proporção de mortalidade entre os ninhos de 9,5 e 12,7 mm (χ^2 = 0,002; gl = 1; P = 0,961) (Tabela 4).

Fêmeas de Chrysididae aguardavam nas proximidades dos ninhos em provisionamento (Figura 6B) e oportunamente entravam e depositavam um ou mais ovos. Outras vezes, elas perfuravam a parede de ninhos recém terminados e penetravam nos ninhos deixando seus ovos sobre as presas. As larvas destes parasitóides consumiram o ovo ou a larva do hospedeiro recém nascida, e cerca da metade da biomassa de presas em cada célula (Figura 6G). Observou-se células contendo até duas larvas de Chrysididae e uma do hospedeiro, mas nestes casos, somente uma larva, a do parasitóide, completou o desenvolvimento. TEPEDINO et al. (1979) sugerem que a inclusão de células vazias no ninho, após seu provisionamento, desestimula o ataque de parasitóides e predadores, resultando em aumento do sucesso reprodutivo da vespa. Embora grande parte dos

ninhos contendo células vestibulares não tenham sido parasitados por Chrysididae, a presença destas células em ninhos de *T. rogenhoferi* pouco contribuiu para proteção contra estes parasitóides. Não houve diferença significativa na proporção de parasitismo em relação à presença ou ausência da célula vestibular (χ^2 = 0,01, gl = 1; P = 0.918) (Tabela 5). Espécies de Chrysididae, principais parasitóides de *T. rogenhoferi*, na maioria dos casos penetraram nos ninhos durante o provisionamento das células.

Larvas de *Lepidophora* (Diptera, Bombyliidae) consumiram as presas, sugando-lhes apenas o conteúdo do abdômen. Em um caso, observou-se que uma larva atacou também a célula vizinha, perfurando-lhe a parede. Adultos desta espécie foram vistos sobrevoando na entrada de ninhos em provisionamento e em vôos rápidos tocavam na borda dos orifícios. Este comportamento repetiu-se por duas vezes no período de uma hora, e provavelmente se trata de uma estratégia para deposição de ovos, embora estes não tenham sido observados no ninho após tal comportamento. Larvas de *Anthrax* (Diptera, Bombyliidae) desenvolveram e empuparam no interior do pupário do hospedeiro. Foram observadas três a seis larvas de Sarcophagidae por célula, consumindo a provisão. Em alguns ninhos foram contadas 7 (em duas células) a 11 larvas (em três células) que haviam perfurado as paredes e ocupado todo o ninho. Apesar de não ter conhecido a sua importância como agentes causadores de mortalidade, as formigas foram freqüentemente observadas atacando ninhos durante e após o seu provisionamento. Em ninhos já concluídos, as formigas perfuraram as paredes das células e consumiram as provisões, larvas ou pupas.

Atividade de nidificação de *T. rogenhoferi* em florestas de várzea.

Sazonalidade. RICHARDS (1934) baseando-se em datas de coleta sugeriu que, na Argentina, *T. rogenhoferi* seja encontrado de novembro a junho. Em região caracterizada por uma estação fria e seca e outra quente e úmida a atividade de nidificação de *T. rogenhoferi* (CAMILLO et al. 1994) e de *T. lactitarse* (CAMILLO et al. 1993) foi maior na época quente e chuvosa (setembro a abril). Ao contrário, neste trabalho observou-se que a atividade de nidificação de *T. rogenhoferi* concentrou-se na estação menos chuvosa a qual coincide com o período de vazante (setembro a dezembro) (Figuras 2A e B). Após o início da enchente (janeiro) a atividade de provisionamento foi baixa, cessando-se nem maio, época em as fêmeas provisionavam seus ninhos que mesmo com o nível da água a poucos centímetros da cavidade, sendo estes submersos após alguns dias.

Segundo JUNK et al. (1989), em regiões tropicais a regularidade das inundações e vazantes dos grandes rios produz intensa sazonalidade na biota das florestas inundáveis.

Em florestas inundáveis a fauna de artrópodos terrestres reage à inundação, deslocando-se para o tronco e copa das árvores e recolonizando o solo durante a fase emersa; permanecendo em dormência, no solo inundado, em estágio de ovo ou adulto, retornando à atividade durante a fase emersa (cf. ADIS 1992a, b).

HÖFER (1990) estudando aranhas em uma floresta de igapó observou que estas reagem à inundação com migração horizontal seguindo adiante do avanço da linha da água, resultando em aumento da atividade e densidade na área ainda emersa e sobretudo próximo à linha da água; com migração vertical deslocando-se para a copa das árvores que pode iniciar dois meses antes da inundação e aumentar subitamente poucos dias antes da água atingir a base dos troncos.

Não considerando o efeito conjunto de outros fatores abióticos, tal como o regime de chuvas, espera-se que em florestas inundáveis a maior parte das espécies de aranhas seja mais abundante no período emerso, pressupondo-se que nesta fase haja menor sobreposição de nichos e como conseqüência menor competição pelos recursos disponíveis, ao contrário do que possivelmente ocorre quando a fauna terrícola se reúne à fauna arborícola em troncos e copa das árvores durante a fase imersa. É provável que para muitas espécies de aranhas o ciclo de inundação reflita diretamente em flutuações sazonais na população.

Vespas da família Sphecidae, no papel de predadores, têm grande influência sobre a densidade populacional de aranhas, especialmente para os estágios imaturos, podendo mostrar uma resposta imediata ao aumento da disponibilidade de presas COVILLE 1986). Da mesma forma, a atividade de nidificação de *T. rogenhoferi* em florestas inundáveis deverá ser um reflexo das flutuações sazonais das aranhas.

Variações da disponibilidade de sítios de nidificação e na disponibilidade de presas produzirão variações correspondentes na densidade populacional de espécies de vespas predadoras (JANVIER 1956; COWAN 1991 *apud* MORATO 1993). Para *Sceliphron assimile* (Sphecidae), locais de extrema aridez são desfavoráveis devido à falta de barro para construção de ninhos (FREEMAN 1980 *apud* COVILLE 1986).

Em florestas inundáveis (e.g. Ilha de Marchantaria, Rio Solimões) onde grande extensões de floresta são totalmente inundadas, o material de construção do ninho (barro) torna-se escasso, podendo ser um fator que limitou a atividade de nidificação de *T. rogenhoferi*. Possivelmente, a escassez de sítios de nidificação seja outro fator que regula a atividade de nidificação durante a enchente, já que neste período, parte do estrato vertical da floresta estando inundado, deverá diminuir a disponibilidade de sítios.

Além das causas indiretas da sazonalidade, é possível haver aquelas inerentes ao próprio comportamento de *T. rogenhoferi*, como nidificar com mais freqüência durante o período de menor umidade e/ou com menor ataque de parasitóides. MATTHEWS (1983) observou que apesar de *T. latro* ter atividade de nidificação ao longo de todo o ano, esta tem mais sucesso durante a estação seca, sugerindo que isto seja um reflexo da disponibilidade de presas, umidade e menor ataque de parasitóides.

Como os padrões sazonais são diferentes entre as espécies de aranhas (ROBINSON et al. 1974), as espécies de *Trypoxylon* que caçam exclusivamente uma espécie de aranha, como é o caso de *T. rogenhoferi*, serão ainda mais dependentes da abundância sazonal de suas presas. Espécies mais generalistas são capazes de utilizar outras espécies como fonte principal de presas, em função de sua disponibilidade ao longo de uma estação (cf. REHNBERG 1987).

Preferência por tipo de madeira das armadilhas.

Fêmeas de *T. rogenhoferi* não mostraram preferência pelo tipo de madeira usado na construção da armadilha (χ^2 = 5,6 gl = 4; P = 0,23).

Observou-se que entre as diferentes espécies de madeira usadas, *Protium* sp. e *Aldina latifolia* apresentaram maior durabilidade no campo, mantendo-se mais secas e sem o ataque de fungos. FRICKE (1992) observou que a freqüência de nidificação para espécies de *Passaloecus* varia conforme a espécie da árvore onde foram colocadas as armadilhas, e sugere que a existência de cavidades naturais, material para construção (e.g. resina), e presas nestas árvores sejam as razões para esta preferência.

Distribuição geográfica.

Segundo ERWIN & ADIS (1982), florestas inundáveis da Amazônia Central, principalmente os igapós, são considerados refúgios, a curto prazo, e também centros de evolução a longo prazo. Tem-se considerado que o ciclo de inundação influencia a taxa de especiação (cf. ERWIN & ADIS 1982) e induz a aquisição de sazonalidade anual em alguns artrópodos.

Nada se conhece sobre os padrões de distribuição das espécies de *Trypoxylon* na região amazônica. Embora as observações sejam ainda insuficientes para confirmação é provável que *T. rogenhoferi* tenham distribuição restrita às florestas de várzea. Esta espécie não foi observada nidificando em ninhos-armadilhas em uma floresta de igapó, na margem esquerda do Rio Negro, durante um ano de coleta e do mesmo modo também não ocorreu em áreas de floresta de terra firme durante quatro anos de coleta.

Agradecimentos

Agradecemos aos seguintes taxônomos pela identificação de *Trypoxylon*: S.T.P. Amarante (Museu de Zoologia, USP, São Paulo, Brasil) e A.S. Menke (Systematic Entomology Laboratory, USDA, Washington, D.C., USA); de Chrysididae: L.S. Kimsey (Department of Entomology, University of California, Davis, USA); de Bombyliidae: N.L. Evenhuis (Bishop Museum, Hawaii, USA).

Referencias bibliográficas

ADIS, J. (1992a): How to survive six months in a flooded soil: Strategies in Chilopoda and Symphyla from Central Amazonian floodplains. - In: ADIS, J. & TANAKA, S. (eds.): Symposium on life-history traits in tropical invertebrates. (INTECOL, Yokohama, Japan 1991). Stud. Neotrop. Fauna Env. **27**(2-3): 117-129.

ADIS, J. (1992b): Überlebensstrategien terrestrischer Invertebraten in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens. - Verh. naturwiss. Ver. Hamburg **33**(NF): 21-114.

ALCOCK, J. (1975): Territorial behavior by males of *Philanthus multimaculatus* (Hymenoptera: Sphecidae) with a review of territoriality in male sphecids. - Anim. Behav. **23**: 889-895.

AMARANTE, S.T.P. (1991a): Three new neotropical species of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) (Hymenoptera, Sphecidae). - Rev. Bras. Ent. **35**(2): 429-437.

AMARANTE, S.T.P. (1991b): Biologia e comportamento reprodutivo de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albitarse* F. (Hymenoptera: Sphecidae). - Tese de Mestrado, Univ. de São Paulo, 109 p.

BOHART, R.M. & A.S. MENKE (1976): Sphecid wasps of the world. - Univ. Calif. Press., Berkeley, 695 pp.

BRASIL - Ministério das Minas e Energia - DNPM (1972): Carta Imagem de Radar: folhas Sa. 20-Z-D e Sa. 21-Y-C (1:250000). - Brasília.

BROCKMANN, H.J. (1992): Male behavior, courtship and nesting in *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *monteverdeae* (Hymenoptera: Sphecidae). - J. Kans. Entomol. Soc. **65**(1): 66-84.

BROCKMANN, H.J. & A. GRAFEN (1989): Mate conflict and male behavior in a solitary wasp, *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *politum* (Hymenoptera: Sphecidae). - Anim. Behav. **37**: 232-255.

BROCKMANN, H.J. & A. GRAFEN (1992): Sex-ratios and life-history patterns of a solitary wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *politum* (Hymenoptera, Sphecidae). - Behav. Ecol. Sociobiol. **30**(1): 7-27.

CAMILLO, E., GARÓFALO, C.A., MUCILLO, G. & J.C. SERRANO (1993): Biological observations on *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *lactitarse* Saussure in southeastern Brazil (Hymenoptera, Sphecidae). - Revta. bras. Ent. **37**(4): 769-778.

CAMILLO, E., GARÓFALO, C.A., MUCILLO, G. & J.C. SERRANO (1994): Observações sobre a biologia de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* KOHL (Hymenoptera: Sphecidae). - An. Soc. Entomol. Brasil **23**(2): 299-310.

COVILLE, R.E. (1979): Biological observations on *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *orizabense* RICHARDS in Arizona (Hymenoptera: Spheciade). - J. Kans. Entomol. Soc. **52**: 613-620.

COVILLE, R.E. (1981): Biological observations on three *Trypoxylon* wasps in the subgenus *Trypargilum* from Costa Rica: *T. nitidum schulthessi*, *T. saussurei*, and *T. lactitarse* (Hymenoptera: Sphecidae). - Pan-Pacif. Entomol. **57**(2): 332-340.

COVILLE, R.E. (1982): Wasps of the genus *Trypoxylon* subgenus *Trypargilum* in North America (Hymenoptera: Sphecidae). - Univ. Calif. Publ. Entomol. **97**: 1-147.

COVILLE, R.E. (1986): Spider-hunting sphecid wasps. - In: NENTWIG, W. (ed.): Ecophysiology of spiders. - Springer, Berlin: 309-318.

COVILLE, R.E. & P.L. COVILLE (1980): Nesting biology and male behavior of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *tenoctitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). - Ann. Entomol. Soc. Amer. **73**: 110-119.

COVILLE, R.E. & C.E. GRISWOLD (1983): Nesting biology of *Trypoxylon xanthandrum* in Costa Rica with observations on its spider prey (Hymenoptera: Sphecidae; Araneae: Senoculidae). - J. Kans. Entomol. Soc. **56**(2): 205-216.

COVILLE, R.E. & C.E. GRISWOLD (1984): Biology of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *superbum* (Hymenoptera: Sphecidae) a spider-hunting wasp with extended guarding of brood by male. - J. Kans. Entomol. Soc. **57**(3): 365-376.

CROSS, E.A., STITH, M.G. & T.R. BAUMAN (1975): Bionomics of the organ-pipe mud-dauber, *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecoidea). - Ann. Entomol. Soc. Amer. **68**(5): 901-916.

DANKS, H.V. (1970): Biology of some stem-nesting aculeate Hymenoptera. - Trans. R. Entomol. Soc. London **122**(11): 323-399.

ERWIN, T.L. & J. ADIS (1982): Amazonian inundation forests richness and taxon pulses. - In: PRANCE, G.T. (ed.): Biological diversification in the tropics. - Columbia Univ. Press, New York: 358-371.

FRICKE, J.M. (1991): Trap-nest bore diameter preferences among sympatric *Passaloecus* spp. (Hymenoptera, Sphecidae). - Great Lakes Entomol. **24**(2): 123-125.

FRICKE, J.M. (1992): Influence of tree species on frequency of trap-nest use by *Passaloecus* species (Hymenoptera: Sphecidae). - Great Lakes Entomol. **25**(1): 51-53.

GARCIA, M.V.B. & J. ADIS (1993): On the biology of *Penepodium goryanum* (Lepeletier) in wooden trap-nests (Hymenoptera, Sphecidae). - Proc. Entomol. Soc. Wash. **95**(4): 547-553.

HÖFER, H. (1990): The spider community (Araneae) of a Central Amazonian blackwater inundation forest (igapó). - Acta Zool. Fennica **190**: 173-179.

HOOK, A.W. (1984): Notes on the nesting and mating behavior of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *spinosum* (Hymenoptera: Sphecidae). - J. Kans. Entomol. Soc. **53**(3): 534-535.

JUNK, W.J., BAYLEY, P.B. & R.E. SPARKS (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. - In: DODGE, D.P. (ed.): Proceedings of the International Large River Symposium. - Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. **106**: 110-127.

JUNK, W.J. & C. HOWARD-WILLIAMS (1984): Ecology of aquatic macrophytes in Amazonia. - In: SIOLI, H. (ed.): The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin. - Junk, Dordrecht: 269-293.

KROMBEIN, K.V. (1967): Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates. - Smithsonian Press, Washington D.C.: 570 pp.

KURCZEWSKI, F.E. (1963): A first Florida record and note on the nesting of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *texense* SAUSSURE (Hymenoptera: Sphecidae). - Fla. Entomol. **46**: 243-245.

MATTHEWS, R.W. (1983): Biology of a new *Trypoxylon* that utilizes nests of *Microstigmus* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). - Pan-Pac. Entomol. **59**(1-4): 152-162.

MATTHEWS, R.W. & J.R. MATTHEWS (1968): A note on *Trypargilum arizonense* in trap nests from Arizona, with a review of prey preferences and coccon structure in the genus (Hymenoptera, Sphecidae). - Psyche **75**: 285-293.

MEDLER, J.T. (1967): Biology of *Trypoxylon* in trap nests in Visconsin (Hymenoptera: Sphecidae). - Amer. Midland Naturalist **78**: 344-358.
MORATO, E.F. (1993): Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. - Tese de Mestrado, Univ. Fed. de Viçosa: 128 p.
PAETZEL, M.M. (1973): Behavior of the male *Trypoxylon rubrocinctum* (Hymenoptera: Sphecidae). - Pan-Pac. Entomol. **49**: 26-30.
PECKHAM, G.W. & E.G. PECKHAM (1895): Notes on the habits of *Trypoxyllon rubrocinctum* and *Trypoxyllon albophilosum*. - Psyche **7**: 303-306.
PRANCE, G.T. (1979): Notes on the vegetation of amazonia III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. - Brittonia **31**(1): 26-38.
RAU, P. (1928): Field studies in the behavior of the non-social wasps. - Trans. Acad. Sci. St. Louis **25**: 325-489.
RAU, P. (1935): The spider prey of the mud wasp, *Sceliphron caementarium* (Araneae, Hymen.: Sphegidae). - Entomol. News **46**: 267-270.
REHNBERG, B.G. (1987): Selection of spider prey by *Trypoxylon politum* (SAY) (Hymenoptera: Sphecidae). - Can. Entomol. **119**(2): 189-194.
RICHARDS, O.W. (1934): The American species of the genus *Trypoxylon*. - Trans. R. Entomol. Soc. London **82**: 173-362.
ROBINSON, M.H., LUBIN, Y.D. & B. ROBINSON (1974): Phenology, natural history and species diversity of web-building spiders on three transects at Wau, New Guinea. - Pac. Insects **16**: 117-163.
SOUTHWOOD, T.R.E. (1975): Ecological methods with particular reference to the insect populations. - Chapman and Hall, London: 391 pp.
SPANGLER, H.G. (1973): Vibration aids soil manipulation in Hymenoptera. - J. Kans. Entomol. Soc. **46**(2): 157-160.
TEPEDINO, V.M., McDONALD, L.L. & R. ROTHWELL (1979): Defense against parasitization in mud-nesting Hymenoptera: Can empty cells increase net reproductive output?. - Behav. Ecol. Sociobiol. **6**(2): 99-104.

Tabela 1: Dimensões dos ninhos de *T. rogenhoferi*. Mensurações em mm. (média ± desvio padrão (N)).

Diâmetro do ninho	**Sexo do emergente**	**Celula provisionada (comprimento)**	**Celula vestibular (comprimento)**	**Parede (espessura)**	**Tampa (espessura)**
9,5 mm	macho	18,5±2,2 (58)	15,0±4,3 (18)	1,2±0,4 (17)	2,8±1,1 (17)
	fêmea	18,9±1,9 (48)			
12,7 mm	macho	16,9±1,8 (17)	17,9±4,1 (6)	1,3±0,3 (10)	3,1±0,6 (10)
	fêmea	16,8±1,9 (39)			

Tabela 2: Dimensões dos tipos de pupário de *T. rogenhoferi* e freqüência destes conforme o sexo do emergente e diâmetro do ninho. Mensurações em mm (média ± desvio padrão).

		Dimensões		**Freqüência**			
Formato	**(N)**	**Largura**	**Comprimento**	**Sexo do emergente**		**Diâmetro (mm)**	
				Macho	**Fêmea**	**9,5**	**12,7**
Tipo normal	(15)	5,2±0,2	16,4±0,7	117	112	132	95
Tipo sino	(15)	5,2±0,4	16,6±1,0	10	54	94	2

Tabela 3: Distribuição do sexo em ninhos de *T. rogenhoferi* em relação à posição mais interna (1) e mais externa (4) das células.

Posição da célula	**Freqüência Observada (Esperada)**	
	Machos	**Fêmeas**
1	98(53)	25(70)
2	25(42)	72(55)
3	3(27)	59(35)
4	1(5)	10(6)

(χ^2 = 120,9; gl = 3; P < 0,001)

Tabela 4: Parasitismo e mortalidade na fase imatura em células provisionadas por *T. rogenhoferi*.

Parasitóide		Diâmetro (mm) 9,5	12,7	Total	(%)
Pleurochrysis postica	(Hym., Chrysididae)	4	0	4	(2,7)
Pleurochrysis morosa	(Hym., Chrysididae)	14	6	20	(13,3)
Neochrysis lecointei	(Hym., Chrysididae)	40	20	60	(40,0)
Caenochrysis (2 spp.)	(Hym., Chrysididae)	6	1	7	(4,7)
Lepidophora sp.	(Dip., Bombyliidae)	21	8	29	(19,3)
Anthrax sp.	(Dip., Bombyliidae)	4	2	6	(4,0)
Sarcophagidae	(Diptera)	6	8	14	(9,3)
Photocryptus sp.	(Hym., Ichneumonidae)	2	2	4	(2,7)
Phoridae	(Diptera)	2	0	2	(1,3)
Melittobia sp.	(Hym., Chalcididae)	3	1	4	(2,7)
Total de parasitóides		102	48	150	(21,0)
Imaturos mortos		177	93	270	(38,0)
Mortalidade (%)*		279(66,4)	141(33,6)	420	(59,0)
Emergência de adultos (%)		196(66,9)	97(33,1)	293	(41,0)

*(χ^2 = 0,002; com correção de YATES, gl = 1; P = 0,961)

Tabela 5: Ocorrência de células parasitadas por Chrysididae em relação à existência de célula vestibular em ninhos de *T. rogenhoferi*.

Parasitóide	Célula vestibular Presente	Ausente
Presente	18	52
Ausente	49	139

(χ^2 = 0,01; com correção de YATES, gl = 1; P = 0,918)

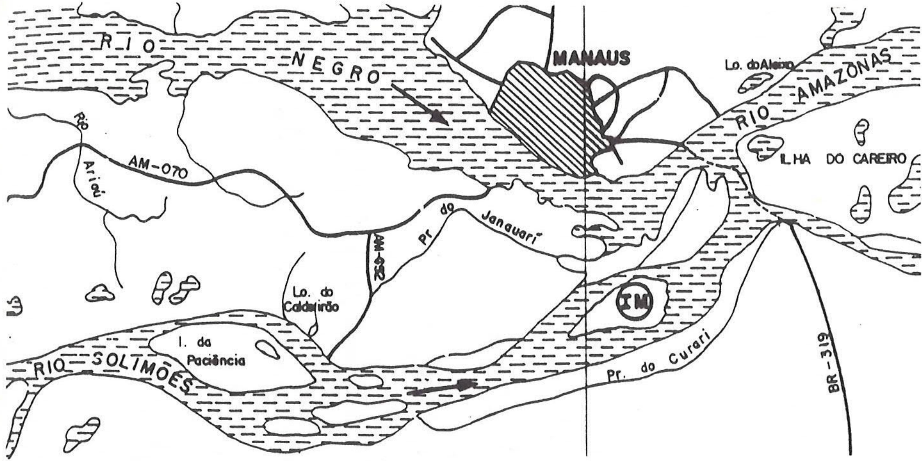


Figura 1:
Área de estudo e localização da floresta de várzea (IM).
Escala 1:500.000

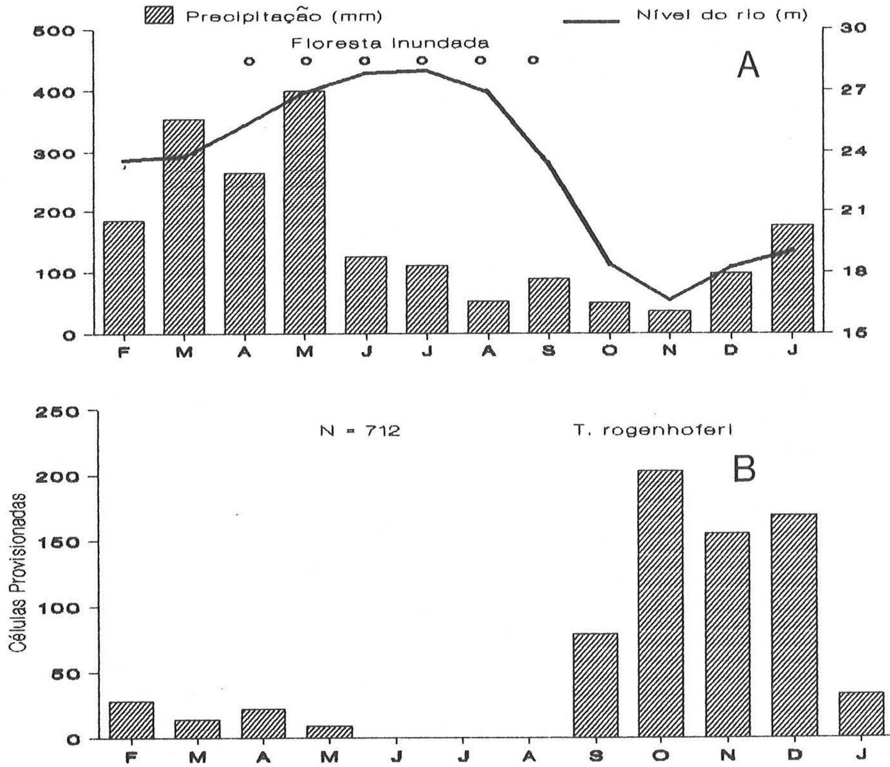


Figura 2:
A: Precipitação mensal na Ilha de Marchantaria e nível do Rio Negro (Manaus) em 1991/92;
B: Atividade de nidificação de *T. rogenhoferi* em floresta de várzea (Ilha de Marchantaria) em 1991/92.

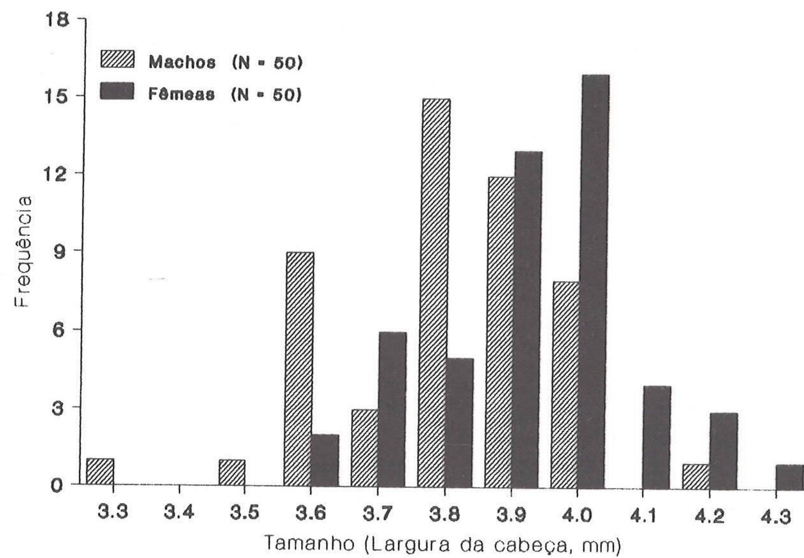


Figura 3:
Distribuição de freqüência do tamanho em machos e fêmeas de *T. rogenhoferi* emergidos de ninhos provenientes da Ilha de Marchantaria, Rio Solimões, em 1991/92.

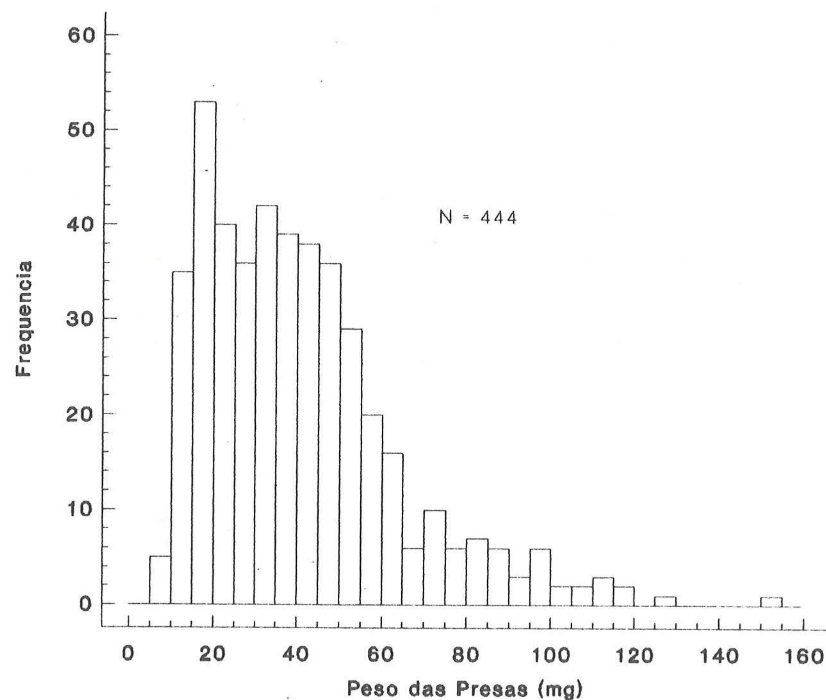


Figura 4:
Distribuição de freqüência do peso das presas (*Alpaida veniliae*, Araneidae, Araneae) provisionadas por *T. rogenhoferi* na Ilha de Marchantaria, Rio Solimões, em 1991/92.

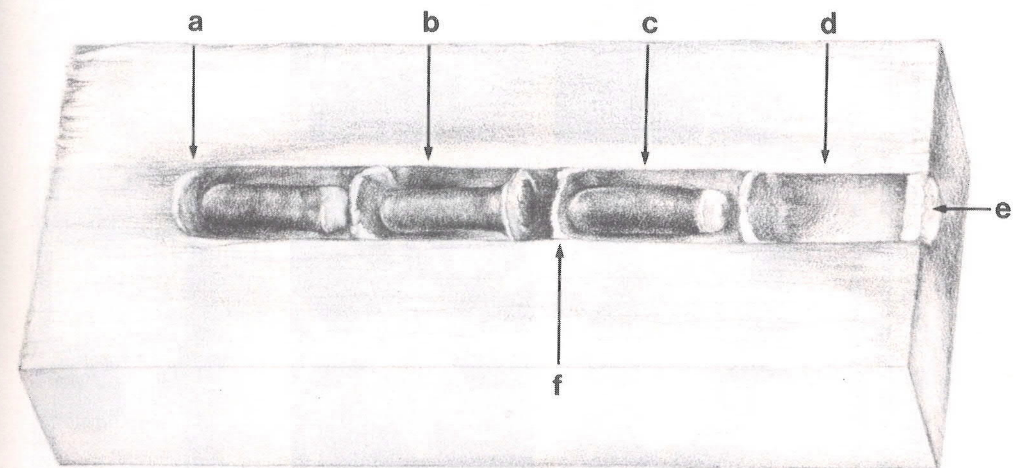


Figura 5:
Vista de um ninho-armadilha aberto contendo pupas de *T. rogenhoferi*.
a: Depósito de barro no fundo da cavidade; **b** e **c**: Pupários de formato de sino e de formato normal, respectivamente; **d**: Célula vestibular; **e**: Tampa de barro e **f**: Parede de barro entre células.
(Desenho de L.A.C. MORAES).

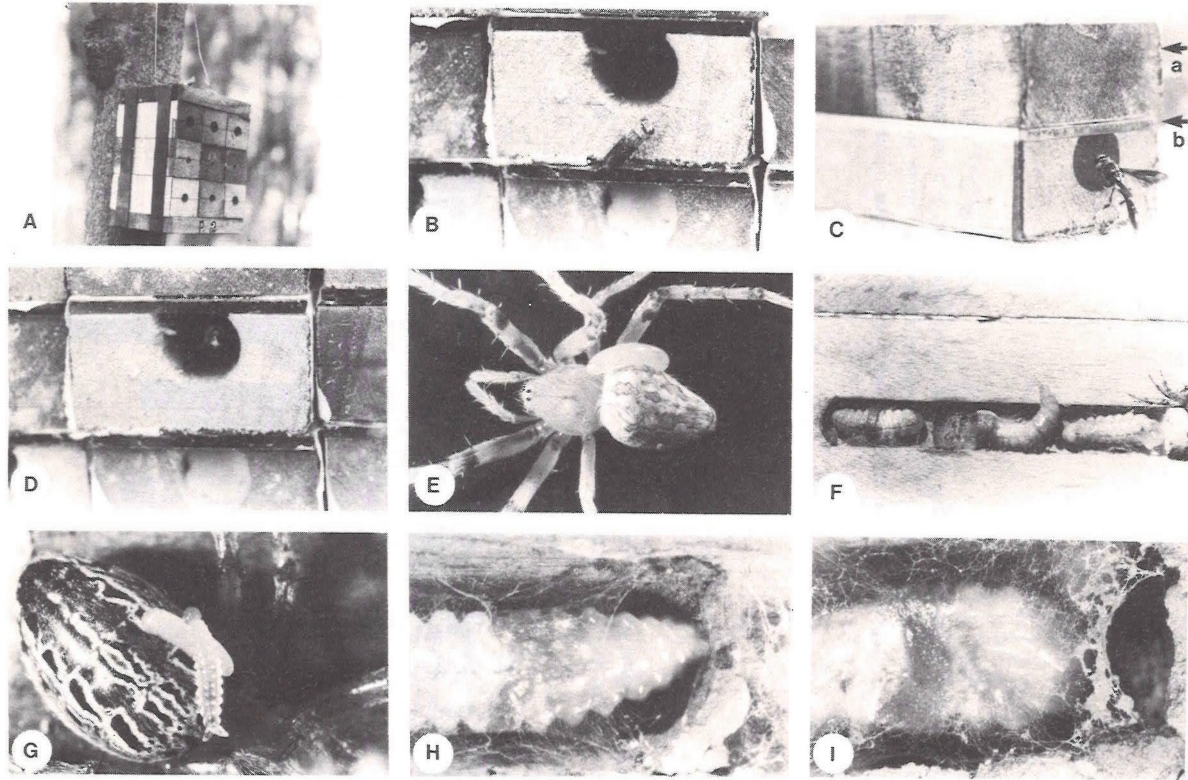


Figura 6:

Hábito de nidificação de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* (Hymenoptera, Sphecidae).

A: Bloco contendo ninho-armadilhas de diferentes diâmetros; **B**: Fêmea de Chrysididae (Hymenoptera) a procura de um ninho em provisionamento; **C**: Aspecto do ninho de observação com parte superior removível (a) e lâmina de vidro (b). (Fêmea pousada na entrada do ninho durante o comportamento de reconhecimento); **D**: Macho tacando as antenas na borda do orifício durante o comportamento de inspeção; **E**: Presa com um ovo aderido ao abdomen; **F**: Larvas em fase de pupação com a cinta de barro ao redor do corpo (seta); **G**: Larva de Chrysididae comendo o ovo de *T. rogenhoferi*; **H** e **I**: Larva de *T. rogenhoferi* retirando barro da parede e depositando na parte mediana do pupário.